

笼养藏猴交配行为的初步研究*

李兆元 邓紫云

(中国科学院昆明动物研究所 650223)

Q959.848

摘要 本文对笼养藏猴交配活动的观察表明: 1. *Macaca thibetana* 属多次跨爬及单次跨爬射精兼而有之的类型, 而非典型的单次跨爬射精型; 2. 在交配活动中, 特别是在性伙伴的选择上, 雌性和雄性一样起着积极的作用; 3. *M. thibetana* 雌性存在性干扰行为, 并且雌性的社会地位可能受其交配活动影响。

灵长目

关键词: 藏猴, 单次跨爬射精型, 多次跨爬射精型, 性伙伴选择, 性干扰 交配行为

在灵长类中, 性选择被视为主要在雄体中进行, 因为在性行为过程中, 雌体是被动接受者 (Goss-Custard 等, 1972)。也许由于这个原因, 大多数有关灵长类繁殖的研究都集中在雄体的交配作用上, 特别是雄性竞争雌性的模式和结果 (Taub, 1980)。然而, 也有一些研究 (Loy, 1970; Stephenson, 1975; Lindburg, 1975; Taub, 1980) 表明雌性在交配活动中也起积极作用。

有关 *Macaca* 属的交配行为已有一定的研究 (熊成培等, 1991; Chevalier-Skolnikoff, 1975; Fooden, 1975, 1980; Taub, 1980)。Fooden (1980) 及其他一些作者认为, 交配行为模式可用于辨别 *Macaca* 属中的种组。在其分类中, 藏猴被归入头巾猴 (*M. sinica*) 组, 该组的交配行为类型为单次跨爬射精。熊成培等也认为 *M. thibetana* 属典型的单次跨爬射精型。关于性干扰, 黄山猴只出现于雄性间, 日本猴只有高位个体对低位个体发出这种行为 (熊成培等, 1991)。

本文试图通过笼养藏猴交配行为的观察, 探讨 *Macaca thibetana* 交配行为类型、交配活动中雌雄个体的作用及有关交配活动的其他问题。

猴群、观察方法及有关定义

1. 猴群 研究猴群为昆明动物研究所饲养, 共四只, 成年雌雄性各 2 只, 分别被命名为 Oldman, Badboy, Lorry 和 Marry, 采自四川峨嵋山, 健康状况良好。笼舍为钢筋构架, $8 \times 8 \times 4$ (m^3), 铁皮和铁丝网封顶。有一铁栅栏门与观察室相通, 在观察室内可以清楚地观察和记录动物的活动情况。

* 中国科学院青年基金资助项目。

本文 1992 年 3 月 10 日收到, 同年 8 月 14 日修回。

2. 观察方法 采用全事件 (All occurrence) 采样法, 从 1990 年 9 月 12 日—12 月 28 日, 每周观察 3 d (即从 9: 00—16: 40, 中间休息 1 h)。观察了 45d 总计 270 h。在观察期间, 于 11 月 14 日将 Oldman 隔离出群, 12 月 11 日放回; 12 月 17 日将 Badboy 隔离, 直至观察结束。

为便于分析, 观察期间还收集有关易位、摄食顺序、社会梳理、威胁和追逐等数据, 确定群内各成员等级关系。

3. 有关定义 性跨爬: 雌猴四肢着地, 或手握附近物体, 身体大致呈水平姿势。雄猴在雌猴体后部跨爬, 前肢紧按其腰臀部。一个相对完整的性跨爬包括跨爬、插入和抽动。

摄食顺序: 即谁先进食, 先食者是否有驱逐其他个体的现象。如先食者常驱逐其他个体, 则其摄食顺序先于被驱逐者。这反映个体间社会等级的差异。

易位: 高位个体走向或靠近低位个体时, 低位个体离开原所在处。

射精: 在交配活动中, 抽动停止后, 雄体保持跨爬姿势, 发出短促而连续的 [a] 声, 并伴随腰臀部的颤动。

性干扰: 两个体交配时, 第三者立即靠近, 发出叫声或前肢摇晃, 甚至抓搔雄体, 以干扰交配的进行。

磕牙: 口周肌肉紧张, 口裂拉大, 露出牙齿, 上下牙齿相互磕击, 并伴随眼睑伸展。

示臀: 一个个体向另一个体呈现臀部。

结 果

一、等级地位 群内个体的社会等级地位及其变化详见图 1。

二、交配 1. 交配频率: 共记录 90 次性跨爬。其中, Lorry 和 Marry 分别与 Oldman 性跨爬 31 次和 50 次; 与 Badboy 分别为 2 次和 7 次。与 Badboy 的性跨爬均发生在 Oldman 被隔离的时期内。交配频率变化详见图 2。

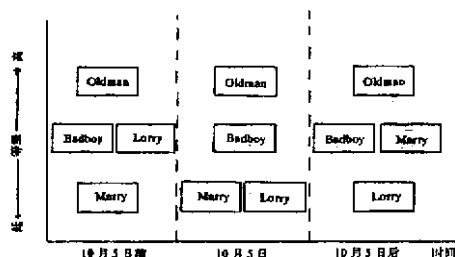


图 1 群内个体的等级地位及其变化

Fig. 1 The rank and its shift of the group members

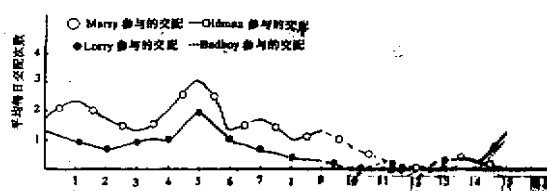


图 2 交配频率及其变化

Fig. 2 Frequency and its change of copulations

75.5%的性跨爬由雄性发动 (朝目标雌猴磕牙)。雄性诱发的性跨爬可分为以下几

类: (1) 逼近型, 占 74.4%; (2) 机会型: 占 14.2%; (3) 雌性接受型: 占 8.1%; (4) 随机型 (即雌雄个体并排静坐, 雄性偶然扳转雌性臀部, 拨弄, 并发生交配)、强制型和捋毛诱发型共占 3.3% (关于逼近型、机会型、雌性接受型、强制型和捋毛诱发型, 定义见熊成培等, 1991)。

2. 交配类型: 在 90 次性跨越中, 有 28 次射精, 20 次不射精, 14 次无法确定是否射精, 28 次因各种原因使交配被迫中断。在 28 次被迫中断的性跨越中, 10 次因笼外干扰, 18 次因雌性参与者突然追逐其他个体。除去这些记录, 若 14 次无法判断的性跨越全有射精, 则平均每 3 次性跨越中有 2 次射精; 若全无射精, 则约每 2 次性跨越中有 1 次射精。如按对交配类型已有的分类描述 (见 Nadler 等, 1973), 则多次跨越射精约占 8%, 在两次跨越期间, 雄性舔食雌性外生殖器; 其余为单次跨越。

3. 交配模式: 交配行为成分包括碰牙、跨越、插入、抽动、射精、食阴道排出物 (粘液或精液), 以及社会梳理等七个因子。其中, 三个成分不变, 其余成分在出现与否、先后次序及持续时间三方面是可变的 (见图 3)。

4. 性干扰: 在整个观察中, 仅 Marry 发出这种行为。当 Lorry 交配时, Marry 进行性干扰。

5. 雌性性伙伴选择: 本研究中, 雌性未表现出明显的性伙伴选择行为。但当 Oldman 和 Badboy 同时存在时, Badboy 一旦拨弄雌体的外生殖器, 后者即发出尖锐的叫声, 继而 Oldman 攻击 Badboy; Oldman 被隔离时, Badboy 拨弄雌性的外生殖器后, 常常出现交配行为。因此, 雌性性伙伴选择行为表现为雌体对 α 雄性交配活动的引诱和接受, 并拒绝与 β 雄性交配。

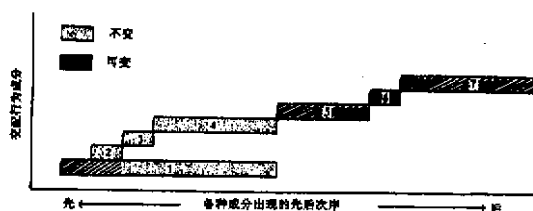


图 3 藏猴的交配模式

Fig. 3 Copulatory model of *Macaca thibetana*

1. 碰牙 2. 跨越 3. 插入 4. 抽动
5. 射精 6. 食阴道排出物 7. 社会梳理

讨 论

一、*M. thibetana* 的交配类型 在 *Macaca* 属中, 一些作者 (Chevalier-Skolnikoff, 1975; Fooden, 1975) 认为, 交配行为类型可以将 *sinica*, *silenus-sylvanus* 和 *fascicularis* 3 个种组相互区分开。Fooden (1980) 认为, *sinica* 组 (包括 *M. thibetana*) 的种是单次跨越射精型, *silenus-sylvanus* 组为多次跨越射精型。然而, Taub (1980) 证明 *M. sylvanus* 是单次跨越射精型。与 Fooden 的观点一致, 熊成培等认为, *M. thibetana* 是典型的单次跨越射精型。本研究结果表明, *M. thibetana* 除有单次跨越射精情况外, 尚有多次跨越射精。尽管后者所占比例小, 但随着观察的深入和扩展, 可能还会发现更多的多次跨越射精的情况。与以前作者的工作相比较, 可以认为, 1. 一个物种的不同地理种群 (如黄山和峨嵋山的 *M. thibetana*) 间可能有不同的交配类型; 2. 同一种群或群体内的个体可能有多种交配类型。

二、交配诱发行为 本研究中, 交配前的诱发行为有 75.5% 由雄性发起。黄山 *M. thibetana* 有 82.4%, 日本猴仅有 37.8% (熊成培等, 1991)。由此可见, *M. thibetana* 的两个研究结果大体一致, 但与日本猴的差异大。对于 *M. thibetana*, 由雄性发起的诱发行为无论是种类 (见结果二、1) 还是雌雄发动诱发行为的比例, 两次研究结果都不完全一样。这恐与群大小、环境 (室内和野外) 及其引起的观察细致程度有关。

三、交配行为和社会等级 从图 2 知, Oldman 存在时, Badboy 不能参与交配; Oldman 被隔离时, Badboy 立即发起交配行为。当 Oldman 被放回笼内后, Badboy 交配行为很快就终止。社会等级的观察表明, Oldman 为 α 个体。因此可以认为, Badboy 有正常的交配能力和需求。但由于 Oldman 的存在, 限制了 Badboy 的交配。黄山 *M. thibetana* 低位个体有 28.1% 的交配频率。这种差异的原因可能有二, 其一是在本研究中, 由于笼舍内无任何障碍足以阻挡 Oldman 的视线, 所有个体都处于 Oldman 的完全控制下, Badboy 不可能找到机会交配。第二个原因涉及到雌性对性伙伴的选择问题, 这在下面讨论。日本猴的 α 和 β (即第 1、2 顺位) 雄性的交配次数分别占总数的 5.5%, 其余均由更低位个体完成。在 *Macaca* 属的其他种中, 诸如 *M. sylvanus* (Taub, 1980)、*M. radiata* (Simonds, 1974; Shively 等, 1982)、*M. nemestrina* (Tokuda 等, 1968)、*M. nigra* (Dixson, 1977)、*M. mulatta* (Smith, 1980) 和 *M. sinica* (Dittus, 1977) 都有不同比例的低位个体的交配行为。这些报道表明, 雄性等级 (或顺位) 和交配活动的关系难以用交配射精型来判断 (熊成培等, 1991)。 α 或 α 等级以下个体的交配频率决定于群体生活的环境 (是否有足够的障碍物使低位个体有机会避开高位个体去交配)、群体大小 (或群中雌体数的多少) 以及各物种中个体交配行为的特征等因素。

图 2 表明, 观察开始时, Lorry 的交配频次已处于下降状态, Marry 处于上升阶段, 并在整个观察期内, Lorry 的交配频次一直维持在低于 Marry 的水平上。从后来 Lorry 流产的情况推测, 图中第一个下降阶段中, Lorry 已经怀孕。她不断拒绝与 Oldman 交配, 与此同时 Marry 积极接受, Oldman 与 Marry 的交配明显多于与 Lorry 的交配。在 Oldman 与 Marry 的交配过程中, Marry 常常威胁和追逐 Lorry, 并引发冲突; 在冲突中, Oldman 更多地支持 Marry, 以致后来 Lorry 和 Marry 的等级关系颠倒 (见图 1)。由此可见, 至少在特定情况下, 交配频次可通过 α 雄性影响雌性的社会地位。

四、雌性对性伙伴的选择 在非人灵长类中, 人们通常认为主要是雄性为获得性伙伴而进行激烈的竞争, 雌性表现得被动 (Goss-Custard 等, 1972)。这恐怕是一种错觉。诚然, 交配行为的发生与否最终决定于雄性, 但交配成功与否则决定于雌性 (Taub, 1980)。Loy (1970) 和 Lindburg (1975) 认为, 恒河猴中, 性伙伴的选择可能是雌性的特权。雌狒狒常常选择与帮助过她照料后代的雄狒狒交配 (Smuts, 1985)。熊成培等认为, 雌性日本猴在交配对象的选择上比雄性更有主动性。本研究表明, Lorry 和 Marry 都趋向于选择 α 雄性。但这种选择往往被雄性的等级作用所掩盖或抑制, 无法在行为上清晰地表达出来。熊成培等在对黄山 *M. thibetana* 和日本猴性干扰的观察中发现, 当高位 *M. thibetana* 雄性发现次位雄性交配时, 立即冲向它们, 正在

交配的雌性立即停止交配, 迅速逃离。当高位日本猴雄性发现次位雄性交配时, 立即冲向它们, 交配个体见之, 立即分散逃离, 避开高位雄性后, 两者再到一起继续完成交配。日本猴的这种行为明显表现出雌性对雄性性伙伴的选择。社会生物学的研究 (Wilson, 1980) 认为, 由于基因的自私性, 任何基因或基因组都有在基因库中存在和发展的需求; 个体是基因的载体, 各个体拥有不同的基因型, 基因的自私性以复杂的方式在个体的或群体的行为中表现出来。在两性繁殖的物种中, 一个个体由父母双方决定。父母的基因通过子代得以延续和发展。竞争是满足基因自私性的一般方式。单就母亲来说, 其基因组能否得以生存和发展, 决定于她本身在交配活动中的行为表现。当某一雄性更利于其基因型得以延续时, 她应该选择该雄性。实际上, 雌性选择与 α 雄性交配, 基本利益是使其后代的存活和发展得到保障。雌性在选择雄性的过程中, 可能会受到一系列因素的制约, 这有待于进一步研究。

五、性干扰 本研究中, 性干扰由 Marry 发起; 由于 Oldman 存在时, Badboy 没有机会参与交配, 因此 Oldman 没有性干扰行为; Badboy 也未观察到。Lorry 无论处于比 Marry 高或低的地位时都没有性干扰行为。但在黄山 *M. thibetana* 和日本猴的研究 (熊成培等, 1991) 中, 只有雄性性干扰, 未报道雌性性干扰行为。黄山 *M. thibetana* 的性干扰有两类, 一类是高位个体对低位个体的干扰, 一类是低位对高位个体的干扰。在日本猴中, 只有高位个体对低位个体的干扰。从他们对短尾猴后一类性干扰的描述看, Badboy 不出现性干扰行为, 可能是群体太小, 没有足够的低位雄体组成团伙对高位个体进行性干扰。Marry 在等级低时以及后来高于 Lorry 时, 只要 Lorry 参与交配, 都发起性干扰行为。这可能是个体间行为特征的差异造成。

结 论

1. *M. thibetana* 属多次和单次跨爬射精兼而有之, 而非典型的单次跨爬射精型种类。
2. 在交配活动中, 特别是在性伙伴的选择上, 雌性和雄性一样起着积极的作用。
3. *M. thibetana* 存在雌性性干扰行为, 且雌性的社会地位可能受交配活动影响。

致谢 在工作及写作过程中, 得到赵其昆副研究员和彭燕章研究员的悉心指导。

参 考 文 献

- 熊成培, 王岐山. 1991. 短尾猴和日本猴雄性性行为的比较研究. 兽类学报, 11 (1): 13—22.
- Chevalier-Skolnikoff, S. 1975. Heterosexual copulatory patterns in stumptail macaques (*Macaca arctoides*) and in other macaque species. *Arch. Sex. Behav.* 4: 199—220.
- Dittus, W. P. J. 1977. The social regulation of population density and agesex distribution in the toque monkey. *Behavior* 63 (3—4): 280—322.
- Dixon, A. F. 1977. Behavior of the "Black Ape" of Celebes (*Macaca nigra*). *J. Zoology* 182: 63—84.

- Fooden, J. 1975. Taxonomy and evolution of liontail and pigtail macaques (Primates: Cercopithecidae). *Fieldiana: Zool.* 67: 1-169.
- Fooden, J. 1980. Classification and distribution of living macaques (*Macaca* Lacépède, 1799). In: *The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution*. Donald G. Lindburg, New York: Van Nostrand Reinhold Company. 1-9.
- Goss-Custard, J. D., R. I. M. Dunbar and F. P. G. Aldrich-Blake 1972. Survival, mating and rearing strategies in the evolution of primate social structure. *Folia primatol.* 17: 1-19.
- Lindburg, D. G. 1975. Mate selection in the rhesus monkey, *Macaca mulatta*. Paper presented at the 44th annual meetings of the American Association of Physical Anthropologists, Denver, Colorado.
- Loy, J. 1970. Peri-menstrual sexual behaviour among rhesus monkeys. *Folia primatol.* 13: 286-297.
- Nadler, R. D. and L. A. Rosenblum 1973. Sexual behavior of male pigtail macaques in the laboratory. *Brain, Behavior and Evolution* 7: 18-33.
- Shively, C., S. Clark, N. King *et al.* 1982. Patterns of sexual behavior in male macaques. *Am. J. Primatol.* 2: 373-384.
- Simonds, P. E. 1974. Sex differences in bonnet macaque networks and social structure. *Archives of Sexual Behavior* 3: 151-166.
- Smith, D. 1980. Paternity exclusion in six captive groups of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Am. J. Physical Anthropol.* 53: 243-249.
- Smuts, B. B. 1985. Sex and friendship in baboons. Hawthorne, N. Y.: Aldine.
- Stephenson, G. R. 1975. Social structure of mating activity in Japanese macaques. In: S. Kondo, *et al.* Symposium of the Fifth Congress of the International Primatological Society. Tokyo: Japan Science Press.
- Taub, David Milton 1980. Female choice and mating strategies among wild Barbary macaques (*Macaca sylvanus* L.). In: Donald G. Lindburg. *The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution*. New York: Van Nostrand Reinhold Company. 287-344.
- Tokuda, K., R. C. Simonds and G. D. Tensen 1968. Sexual behavior in captive group of pigtailed monkeys. *Primates* 9: 283-294.
- Wilson, Edward O. 1980. Sociobiology (The abridged edition). Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.

PRELIMINARY STUDY ON COPULATORY BEHAVIOR OF A CAPTIVE GROUP OF *Macaca thibetana*

Li Zhaoyuan Deng Ziyun

(Kunming Institute of Zoology, Academia Sinica 650223)

The mating activities of a captive group of *Macaca thibetana* was observed with all occurrence method. The aim of this paper is to discuss the copulatory behavior pat-

tern of the species, the role played by females in mating activities, and other aspects related to mating activities. The conclusions are 1) *M. thibetana* is both the multiple- and single-mount ejaculator, rather than the typical single-mount ejaculator; 2) females, like males, play an active role in the mating activity, particularly in the choice of mating partner; and 3) there exists sexual harassment by females of *M. thibetana* when copulation occurs. The social rank of females may be affected by their mating activities.

Key words: *Macaca thibetana*, Single-mount ejaculators, Multiple-mount ejaculators, Choice of mating partners, Sexual harassment

* * * * *

《动物学研究》征稿简则

一、本刊是国内外公开发行的动物学科综合性学术刊物。主要刊登动物分类、区系与进化、动物形态学、生理学、生物化学、细胞学、分子生物学、生态学、动物资源和珍稀濒危动物的保护、利用以及动物学科领域的新方法、新技术方面具有较高水平的研究论文、简报和国内外动物学学科的进展、综合性评述等。

二、来稿要求论点明确、数据可靠、叙述精练、用语确切、文字合乎规范。研究论文(包括图表、中英文摘要和参考文献)每篇以6000字为限,超过部分加倍收取发表费。简报以2000字为限。题目要简明准确,全题不超过30字,一般不用副题。中外文关键词3至5个。中文摘要不超过200字,外文摘要应包括目的、方法、结果和结论。外文稿需附1000字左右的中文摘要。简报仅附英文题目和中外文关键词。外文部分作者姓名和地名均采用汉语拼音拼写。

三、来稿一律用钢笔缮写在16开方格稿纸上或用电脑、电子打印机隔行打印,标明每页的字数。无论缮写或打印均应清晰、工整。来稿须一式两份(原稿和复印各一份),只寄复印件概不接收。正确使用简化汉字(以《新华字典》最新版本为准),计量单位采用国家公布的统一标准和符号。外文、学名和公式、符号用打字机打出,分清大写、小写和正、斜体。排斜体的外文在字母下划一横线;排黑体者划一波纹线。上、下角的字母、符号、数码位置要准确标明。容易混淆的字母、符号,在第一次出现时用铅笔标明文种。凡涉及译名在第一次出现时附注原文。

四、图稿用绘图纸以黑墨绘制,图题采用中英文并写(中上、英下),图中文字用铅笔正楷注明。地图用地图出版社发行的最新空白地理底图绘制;插图依照中文出现的先后顺序编排,并在文内标明位置,于空位下写明图号、图题及说明;照片必须清晰,采用原始照片,并标明序号;胶版图按21×14 cm规格拼贴(包括图题)。每篇论文可附一版黑白胶版图。

五、论文中附表,选用与论文最相关的内容列表,依照文中出现的先后顺序编号,并在文内标明位置,在空位上写明表号、表题和说明。避免表、图内容重复或跨页排印的大表。表题中英文并写(中上、英下)。

六、参考文献只列作者参阅的主要文献,不编号,附于文末。未公开发表的资料勿列入。参考文献按中文、日文、西文、俄文的次序编排。中文按姓氏笔划为序,其余文种按字母顺序排列。文后参考文献著录格式采用国家标准(GB 7714-87)中的“作者-出版年”制,即期刊书写格式为:作者.年份.题目.期刊名称.卷(期):页码。书籍文献书写格式为:作者.年份.书名.出版地:出版社,页码。中国作者的汉语拼音须写全名。外文期刊名下划一横线,卷号下划一波纹线。

七、来稿请写明详细通讯地址、邮政编码,并附工作单位推荐信。勿一稿两投(包括国内外)。不符合本刊技术要求的稿件一律退作者修改。不拟刊登的稿件,原稿恕不退还。

八、本刊对来稿有权修改,退修稿件请在1月内寄还,超过6个月,按自动退稿处理。

九、本刊试行收取审理费和版面费。稿件一经发表,酌致稿酬。论文作者赠送当期本刊一册,抽印本40份。简报作者只赠送当期本刊一册。

十、本刊编辑部地址:昆明市北郊下马村中国科学院昆明动物研究所《动物学研究》编辑部 650223。

《动物学研究》编辑部

1993年8月4日